第 38 卷第 10 期 生 态 学 报 Vol.38,No.10
2018 年 5 月 ACTA ECOLOGICA SINICA May,2018

DOI: 10.5846/stxb201704170689
张爱林,赵建宁,刘红梅,洪杰,张乃芹,杨殿林.氮添加对贝加尔针茅草原土壤线虫群落特征的影响.生态学报,2018,38(10):3616-3627.
Zhang A L, Zhao J N, Liu H M, Hong J, Zhang N Q, Yang D L.Effects of nitrogen addition on soil nematode community characteristics in *Stipa baicalensis* steppe.Acta Ecologica Sinica,2018,38(10):3616-3627.

氮添加对贝加尔针茅草原土壤线虫群落特征的影响

张爱林[1],赵建宁[2],刘红梅[2],洪 杰[3],张乃芹[4],杨殿林[1,*]

1 沈阳农业大学园艺学院,沈阳 110866
2 农业部环境保护科研监测所,天津 300191
3 内蒙古鄂温克旗草原工作站,巴彦托海 021100
4 德州学院生态与园林建筑学院,德州 253023

摘要:以内蒙古贝加尔针茅草原为研究对象,通过氮素添加(0、15、30、50、100、150、200、300 kg N hm^{-2} a^{-1})模拟氮沉降的控制实验,研究氮沉降对内蒙古贝加尔针茅草原土壤线虫的群落结构和多样性的影响。结果表明,在本实验所有样品中共鉴定出 52 个属,优势类群为螺旋属(*Helicotylenchus*)、丽突属(*Acrobeles*)和真滑刃属(*Aphelenchus*)。土壤线虫具有明显的表聚现象,相对密度变化不显著。从功能类群上看,随着氮素添加水平的增加,食细菌类群(*Bacterivores*)线虫和捕食类群/杂食类群(*Predators/Omnivores*)线虫氮素添加水平均成负相关。从生态指标来看,在<N50 施氮范围内对土壤线虫的丰富度(*SR*)、多样性(*H'*)、均匀度(*J'*)等生态指标有促进作用;通路指数在试验的所有处理中都小于 0.75,表明土壤中的有机质分解途径是以真菌为主;瓦斯乐思卡指数表明,少量施氮可以改善土壤的环境状况,减少植物寄生类群(*Plant parasites*)线虫对植物群落及生产力的影响。当施氮量>N100 时,土壤 pH 值显著降低,硝态氮和铵态氮显著增加,土壤中生活史 k 对策者的线虫显著减少,r 对策者显著增加,世代交替加快,土壤线虫群落结构显著变化。

关键词:贝加尔针茅草原;施氮;土壤线虫;功能指标;生态指数

Effects of nitrogen addition on soil nematode community characteristics in *Stipa baicalensis* steppe

ZHANG Ailin[1], ZHAO Jianning[2], LIU Hongmei[2], HONG Jie[3], ZHANG Naiqin[4], YANG Dianlin[1,*]

1 *College of Horticulture, Shenyang Agriculture University, Shenyang* 110866, *China*
2 *Agro-environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture, Tianjin* 300191, *China*
3 *Inner Mongolia Ewenki Flag Grassland Workstation, Bayan Torr* 021100, *China*
4 *School of Ecology and Landscape Architecture Dezhou University, Dezhou* 253023, *China*

Abstract: The community characteristics of soil nematodes in a *Stipa baicalensis* steppe in Inner Mongolia under different nitrogen treatments (0, 15, 30, 50, 100, 150, 200, 300 kg N hm^{-2} a^{-1}) were studied by field investigation and sample analysis using the morphological classification method. In total, 52 genera were identified in all the samples. The dominant species were *Helicotylenchus*, *Acrobeles*, and *Aphelenchus*. Soil nematodes showed an obvious surface convergence phenomenon, and their relative density was not significant. Based on the functional groups, the addition of *Bacterivores* nematodes and *Predators/Omnivores* showed a negative correlation with the increase in nitrogen application level. The ecological indices such as abundance (*SR*), diversity (*H'*), and evenness (*J'*) of soil nematodes increased with the increase in nitrogen application level, reaching their maximum values at N50. In all treatments, the pathway index was less

基金项目:国家自然科学基金项目(31170435)
收稿日期:2017-04-17; **网络出版日期:**2018-02-01
*通讯作者 Corresponding author.E-mail: yangdianlin@caas.cn

than 0.75, indicating that fungi decomposed organic matter in the soil. The ecological indicators showed that nitrogen application at < N50 can improve the soil environmental condition and reduce the effects of plant parasites on plant communities and productivity. When the amount of nitrogen applied was >N100, the soil pH value decreased significantly, the nitrate nitrogen and ammonium nitrogen contents increased significantly, the soil life history k countermeasures were significantly reduced, and r countermeasures were significantly increased, significantly altering the soil nematode community structure.

Key Words: *Stipa baicalensis* steppe; nitrogen application; soil nematode; functional index; ecological index

大气氮沉降增加作为全球环境变化的重要现象之一,其所带来的一系列生态问题日趋严重,影响陆地生态系统结构和功能[1-3]。氮素是草原生态系统的主要限制性养分之一,氮素添加会提高草原生态系统地上植物的初级生产力。生活在地下土壤生态系统中的土壤动物,对氮添加如何响应常常被忽略。近年来,越来越多的研究关注氮沉降增加在不同的生态系统中对地下土壤动物群落结构和组成的直接影响[4-5]。

土壤线虫作为土壤动物中十分重要的类群之一,是土壤中最丰富的后生动物,由于土壤线虫是普遍存在的并在土壤腐屑食物网中占有重要位置,对外界环境变化反应迅速,因此土壤线虫被看作是生态系统变化的敏感性指示生物[6-7]。以往有关线虫的研究主要集中于植物病原线虫的防控方面,当今生态学关注的重点则倾向于土壤线虫在生态环境中的作用。例如,土壤线虫与其他营养级生物的关系研究——土壤线虫与植物、大型草食动物、昆虫、土壤动物、微生物的相互作用关系;一些环境气候因子作用下土壤线虫的响应特点,例如,盐离子浓度的升高、梯度降水、增温、施肥等这些非生物因素与土壤线虫关系的研究也一直是近些年研究的热点[8]。在不同的草地类型和管理方式下,土壤线虫的丰度、营养类型和生态指标等也存在较大差异[9-10]。有研究表明,由全球气候变化引起的温度、CO_2浓度、降水、土壤氮含量等环境条件的改变都会对土壤线虫产生不同程度的影响[11-13]。

贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)是中国温性草甸草原的代表类型之一,是开展草原生态系统对全球变化响应研究的理想试验平台。研究氮沉降对内蒙古贝加尔针茅草原土壤线虫群落变化,对于制定科学的草地生态系统管理对策,实现天然草地的可持续发展具有重要的理论和实践意义。

1　材料与方法

1.1　试验样地概况

研究区域位于内蒙古大兴安岭西麓鄂温克旗境内。在地带性植被贝加尔针茅草原典型地带(119°42′E,48°30′N),半干旱大陆性季风气候,海拔高度 760 m,年均气温-1.6 ℃,年降水量 328.7 mm,土壤类型为暗栗钙土。植被类型为贝加尔针茅草甸草原,建群种贝加尔针茅在群落中占绝对优势,羊草(*Leymus chinensis*)为优势种,变蒿(*Artemisia commutata*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)、日荫菅(*Carex pediformis*)、扁蓿豆(*Pocockia ruthenica*)、祁洲漏芦(*Rhaponticu uniflorum*)、草地麻花头(*Serratula yamatsutanna*)、肾叶唐松草(*Thaictrum petaloideum*)、多茎野豌豆(*Viciamul ticaulis*)等为常见伴生种,共有植物 66 种,分属 21 科 49 属。

选择地势平坦、植被典型的地段设置试验样地,试验地用围栏保护。试验样地自 2010 年 6 月开展长期氮素添加试验。试验施氮素处理强度和频度参考国际上同类研究的处理方法,设置氮素添加水平为 0、15、30、50、100、150、200、300 kg N hm^{-2} a^{-1},4 次重复,小区面积 8 m×8 m=64 m^2,氮肥为 NH_4NO_3。小区之间间隔 2 m,重复间距设 5 m 隔离带。于每年 6 月中旬和 7 月中旬分两次施肥,每次施肥将每个小区内所需要的氮素(NH_4NO_3)溶于 8 L 水中,水溶后均匀喷洒到小区内,CK 小区同时喷洒相当量的水。

1.2　样品采集与处理

于 8 月中旬,在不同处理小区内用直径为 5 cm 的土钻,根据"随机"、"等量"和"多点混合"的原则按照 S

型取样法各选取 10 个点,取样深度为 0—10 cm 和 10—20 cm 两层。将采集的土壤样品装入自封袋后放置于 4 ℃冰箱保存。

1.3 分析方法

将 4 ℃保存的新鲜样品 48 h 内进行线虫分离并计数鉴定。从采取的新鲜土样中取 50 g 利用改良的浅盘法[14]对土壤线虫进行分离试验。分离后加入固定液(8%福尔马林、2%甘油和 2—3 滴冰醋酸)保存,并进行计数和到属水平的鉴定,计算每 100 g 干土中含有线虫的条数。鉴定采用形态学鉴定[15],鉴定参照 Bongers 的分类图和尹文英《中国土壤动物检索图鉴》。

根据线虫头部形态学特征和取食生境将土壤线虫分为不同功能营养类群,食细菌类群(*Bacterivores*)、食真菌类群(*Fungivores*)、植物寄生类群(*Plant parasites*)、捕食类群/杂食类群(*Predators/Omnivores*)[16],根据生态演替中属于 k-选择和 r-选择科属划分线虫的 c-p 类群[17]。

土壤理化性质的测定主要根据鲁如坤的《土壤农业化学分析方法》(1999)测定。

1.4 数据处理与分析

根据不同类群的多度,划分不同类群的优势度,个体数占总捕获量 10%以上者为极优势类群(+++++),5%—10%为优势类群(++++),2%—5%为次优势类群(+++),1%—2%为常见类群(++),1%以下为稀有类群(+)。并通过自由生活线虫的成熟度指数(*MI*)、通路指数(NCR)、瓦斯乐思卡指数(*WI*)等指数,来指示土壤线虫群落功能结构特征[16]。公式如下:

MI 指数:

$$MI = \sum v(i) \cdot f(i)$$

式中 $v(i)$ 是在生态演替中属于 k-选择和 r-选择科属分别赋予 c-p 值,$f(i)$ 是自由生活线虫科/属在线虫种群中所占的比重。是被用来描述土壤稳定程度的衡量指标,即土壤受外界活动扰动程度的大小。其值越小,其表示土壤受到外界活动的干扰越大,相反,其值越大,则其表示土壤相对比较稳定。

NCR 指数:

$$\mathrm{NCR} = B(B+F)$$

式中 B 和 F 分别为食细菌线虫和食真菌线虫所占线虫总数的相对多度。是间接评价土壤有机物分解主导途径的指标,临界值为 0.75,若该值大于 0.75,其表明土壤有机质的分解途径主要以细菌通道为主,若通道指数小于 0.75,则表明土壤有机质的分解途径主要以真菌通道为主。

WI 指数:

$$WI = (BF+FF)/PP$$

PP 是植食性线虫数量,*FF* 是食真菌线虫数量,*BF* 是食细菌线虫数量。*WI* 是间接描述土壤矿化途径的主要承担者是植食性线虫还是自由生活的食微线虫(食细菌食、真菌线虫),若该值大于 1,值越大表示其土壤健康状况越好,植物受线虫感染的几率越小,土壤矿化途径的承担着是食微线虫;当该值小于 1,值越小表示土壤健康状况越差,也间接表明该区域植物受线虫感染几率较大。

根据丰富度指数(*SR*)、Shannon-Wiener 多样性指数(H')、均匀度指数(J')等研究土壤线虫的多样性和稳定性[16]。公式如下:

SR 指数:

$$SR = (S-1)/\ln N$$

S:鉴定分类单元的数目,N:鉴定的线虫个体数目。H'指数:

$$H' = -\sum p_i(\ln p_i)$$

p_i:某一给定的分类单元可以看作是第 i 个分类单元,p_i 为第 i 个分类单元中个体所占的比例。

J'指数:

$$J' = H'/\ln(S)$$

S:鉴定分类单元的数。

利用 SPSS 17.0 和 Origin 9.1 对数据进行分析。

2　结果与分析

2.1　氮添加对水平草原土壤线虫相对密度和优势度的影响

研究期间在所有处理中共鉴定出土壤线虫 52 个属,22579 条,其中食细菌类群线虫 16 属,食真菌类群线虫 8 属,植物寄生类群线虫 16 属,捕食类群/杂食类群线虫 12 属。在 0—10 cm 土壤中,土壤线虫平均密度为 1016 条/100 g 干土,线虫分布 33 属,优势类群为螺旋属(*Helicotylenchus*)和丽突属(*Acrobeles*);在 10—20 cm 土壤中,土壤线虫平均密度 480 条/100 g 干土,线虫种类 26 属,优势类群为螺旋属(*Helicotylenchus*)和真滑刃属(*Aphelenchus*),表明土壤线虫具有明显的表聚现象。

在施氮条件下,土壤线虫的相对密度均有降低趋势,但变化不显著(图 1),在 N100 时相对密度最高,表明施氮对土壤线虫密度的影响不显著。随施氮浓度的增加,土壤线虫优势物种的数量显著增加。由于土壤线虫总密度变化并不显著,随着优势物种个体数量的增加,样地中伴生物种逐渐减少(表 1)。

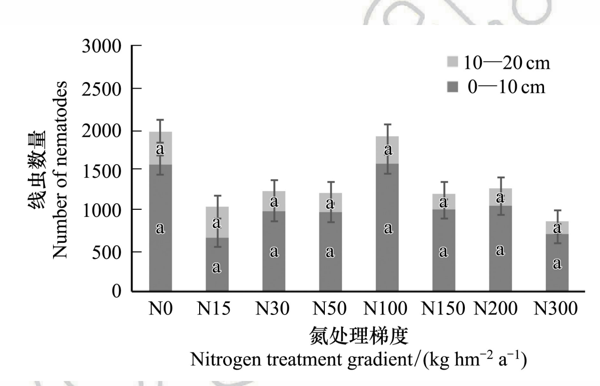


图 1　不同施氮梯度下土壤线虫多度的变化

Fig.1　Change of soil nematode abundance in different nitrogen gradient

2.2　氮素添加水平草原土壤线虫群落营养类群构成及空间分布的影响

在表层 0—10 cm 土壤中,食细菌类群线虫数量最多,占总数的 41.2%—54.5%,捕食类群/杂食类群线虫数量最少,占总数的 10%以下,食真菌类群线虫和植物寄生类群线虫数量相似,占总数的 17.6%—27%;在 10—20 cm 土壤中,食细菌类群线虫占总数的 25.5%—45.9%,食真菌类群线虫和植物寄生类群线虫占总数的 24.6%—36.4%,捕食类群/杂食类群线虫的数量变化不大,和上层土壤所占百分比相近。随着施氮浓度的升高,在表层 0—10 cm 土壤中,食细菌类群线虫和捕食类群/杂食类群线虫的数量随施氮水平的升高显著下降($P<0.05$),施氮和线虫数量之间有显著的线性关系;杂食性线虫的下降趋势更剧烈,食真菌类线虫随施氮浓度的变化波动变化,并在 N50 时出现峰值;植物寄生类群线虫随施氮浓度的增加无显著变化(表 2,图 2)。在 10—20 cm 土壤中,食细菌类群线虫在低氮区随施氮浓度的升高显著增加($P<0.05$),在 N50 时达到峰值;捕食类群/杂食类群线虫的变化趋势与食细菌类群线虫相反,在低氮区随施氮浓度的增加线虫数量显著下降($P<0.05$),在 N50 后随施氮浓度增加而降低;食真菌类群线虫和植物寄生类群线虫随施氮浓度的增加变化无显著变化(表 2,图 2)。施氮对食细菌类群线虫和捕食类群/杂食类群线虫的影响较为显著,而食真菌类群线虫和植物寄生类群线虫的变化较为稳定。

2.3　氮素添加水平草原土壤线虫生态指数及 c-p 类群分布的影响

土壤线虫的丰富度指数、多样性指数和均匀度指数在<N30 以前随施氮浓度的增加而增大,在>N30 以后随施氮浓度的增加逐渐下降,但变化并不显著,由此可以看出少量的施氮对线虫物种的多样性和群落结构稳定性具有促进作用,但超过一定施氮水平会对以上指标有抑制作用。随着施氮梯度的增加,成熟指数在 N30 以前指数增加在 N50 时突然降低,并在>N100 保持稳定。但施氮不会改变土壤中有机质的分解途径,在所有施氮处理中,通路指数都小于 0.75,都以真菌通道为主,但表层 0—10 cm 土壤的通路指数都普遍较高,即在上层土壤中细菌对有机质的分解所占比重高于下层土壤。而不同氮梯度的处理对线虫的瓦斯乐思卡的影响并不显著,但氮处理下的瓦斯乐思卡都大于 1,既土壤中的矿化途径受食微线虫的影响(表 3)。

在样地土壤中,线虫c-p2类群占优势约占总数的40%—70.1%,c-p4类群和c-p5类群共占总数的

表 1 在不同氮处理梯度下土壤线虫的优势度

Table 1 Dominance of soil nematodes under different nitrogen treatment

土层深度 Depth of soil		N0		N15		N30		N50		N100		N150		N200		N300	
		0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm
	Fu																
真滑刃属 *Aphelenchus*	2	++	++++	++++	++	+++	++++	+++	+++	+++	++	+++	++++	++++	+++++	+++	++++
垫咽属 *Yylencholaimus*	4	+		+		+	+			+		+				+	
滑刃属 *Aphelenchoides*	2	+	+	+	+	+	+	++	+	+	++	+	+	+	+	++	+
短茅属 *Doryllium*	4	++	+	++	+	++	+	+++	+	++		++	+	+	+	+	
细齿属 *Leptonchus*	4	+	+		+	+	++		++	+	+		+	+	+	+	+
瘤咽属 *Tylencholaimellus*	4		+	+	++	+	++	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+
膜皮属 *Diphtherophora*	3		+	+	+	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+
大茅属 *Enchodelun*	4		+	+	+	+	+	+		+		+				+	+
	Ba																
拟丽突属 *Acrobeloides*	2	+	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+		+	+	++	++
明杆属 *Rhabditophanes*	1	+++	+++	++	++	++++	+++	+++	+	++++	+++	++++	++	++++	+++	+++	+
真头叶属 *Eucephalobus*	2	+	+	+	+	++	+	+++	+	+++	+	+++	+	++	+	++	+
三等齿属 *Pelodera*	1	+	+	+	+	+	+	+	+++	+	++	+	++	+	+	+	+
头叶属 *Cephalobus*	2	+++	+	+	++	+	+	+	++	++	++	+++	+++	+++	+++	++	+++
威尔斯属 *Wilsonema*	2	+		+		+											
小杆属 *Rhabditis*	1	+															
丽突属 *Acrobeles*	2	+++	++	+++	+	++++	+++	+++	++++	+++++	++++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
鹿角唇属 *Cervidellus*	2	+++	+++	++	+	+	+	+	+++	+++	+	+	++	++	++	++	++
似绕线属 *Anaplectus*	2	+	+	+				+				+		+	+		
广杆属 *Caenorhabditis*	1	+	+	+	+	+	+	+		+		+		+		+	+
原杆属 *Protorhabditis*	1	+		+		+	+	+		+	+	+		+	+	+	
中杆属 *Mesorhabdiyis*	1			+				+		+						+	
板唇属 *Chiloplacus*	2			+		+		+		+		++		+		+	
高侧杯属 *Amphidelus*	4					+											
角头属 *Tylocephalus*	2									+							
	Pp																
环属 *Criconema*	3	+		+	+							+					
矮化属 *Tylenchorhynchus*	3	+	++	+	+	++	++	++		+	+	+	+	+		+	+
短体属 *Pratylenchus*	3	+	+	+	+	+++	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
垫刃属 *Tylenchus*	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

续表

土层深度 Depth of soil		N0		N15		N30		N50		N100		N150		N200		N300	
		0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm
螺旋属 *Helicotylenchus*	3	+++	++	+++	++++	++++	++	+++	++++	+++	+++++	++++	+++++	++++	+++++	+++++	+++++
剑属 *Xiphinema*	5	+		+	+				+		+		+		+		+
异球属 *Stictylus*	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+	++	+	+	+	++
长针属 *Longidorus*	5			+		+		+				+					
短体长针属 *Longidorella*	5			+													
轮属 *Criconrmoides*	3			+			+	+						+			+
头垫刃属 *Tetylenchus*	3					+							+		+		
潜根属 *Hirschmanniella*	3		+		+	+	+		+		+						
刺咽属 *Belonolaimus*	5									+							
丝尾垫刃属 *Fileudus*	2				+												
穿孔属 *Radopholus*	3						+				+						++
盘旋属 *Rotylenchus*	3		+											+		+	+
		Op															
缢咽属 *Axonchium*	5	+		+	+	+	+	+						+	+	+	
真矛线属 *Eudorylaimus*	4	+		+		+		+		+	+		+	+			
桑尼属 *Thornia*	4	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+
拟桑尼属 *Thorneella*	4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+	+++
孔咽属 *Aporcelaimus*	5	+		+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	
盘咽属 *Discolaimus*	5	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+
拟矛线属 *Dorylaimoides*	4		+									+		+	+		+
扁腔属 *Sectonema*	5									+				+			
角咽属 *Actinolaimus*	4													+	+		
鄂针属 *Belondira*	5					+		+		+		+		+			
穿咽属 *Nygolaimus*	5					+						+					
无咽属 *Alaimus*	4													+		+	

N0 表示空白，N 15 表示 15 kg N hm^{-2} a^{-1}，N 30 表示 30 kg N hm^{-2} a^{-1}，N 50 表示 50 kg N hm^{-2} a^{-1}，N 100 表示 100 kg N hm^{-2} a^{-1}，N 150 表示 150 kg N hm^{-2} a^{-1}，N 200 表示 200 kg N hm^{-2} a^{-1}，N 300 表示 300 kg N hm^{-2} a^{-1}；Fu：食真菌类群 *Fungivores*，Ba：食细菌类群 *Bacterivores*，Pp：植物寄生类群 *Plant parasites*，Op：捕食类群/杂食类群 *Predators/Omnivores*；10%以上者为极优势类群（+++++），5%—10%为优势类群（++++），2%—5%为次优势类群（+++），1%—2%为常见类群（++），1%以下为稀有类群（+）

表 2 线虫营养类群与施氮水平的相关关系

Table 2 Correlations between soil nematode and nitrogen level

类群 Group	线虫所占百分比 Percentage of nematodes				线虫密度 Individuals per g soil			
	Ba	Fu	Pp	Op	Ba	Fu	Pp	Op
0—10 cm	-0.534 **	-0.050	-0.088	-0.518 **	-0.195	-0.107	-0.228	0.063
10—20 cm	0.161	-0.204	-0.083	0.243	-0.085	0.127	0.227	0.100

* *,* 分别代表 $P< 0.001$ 和 $P < 0.05$

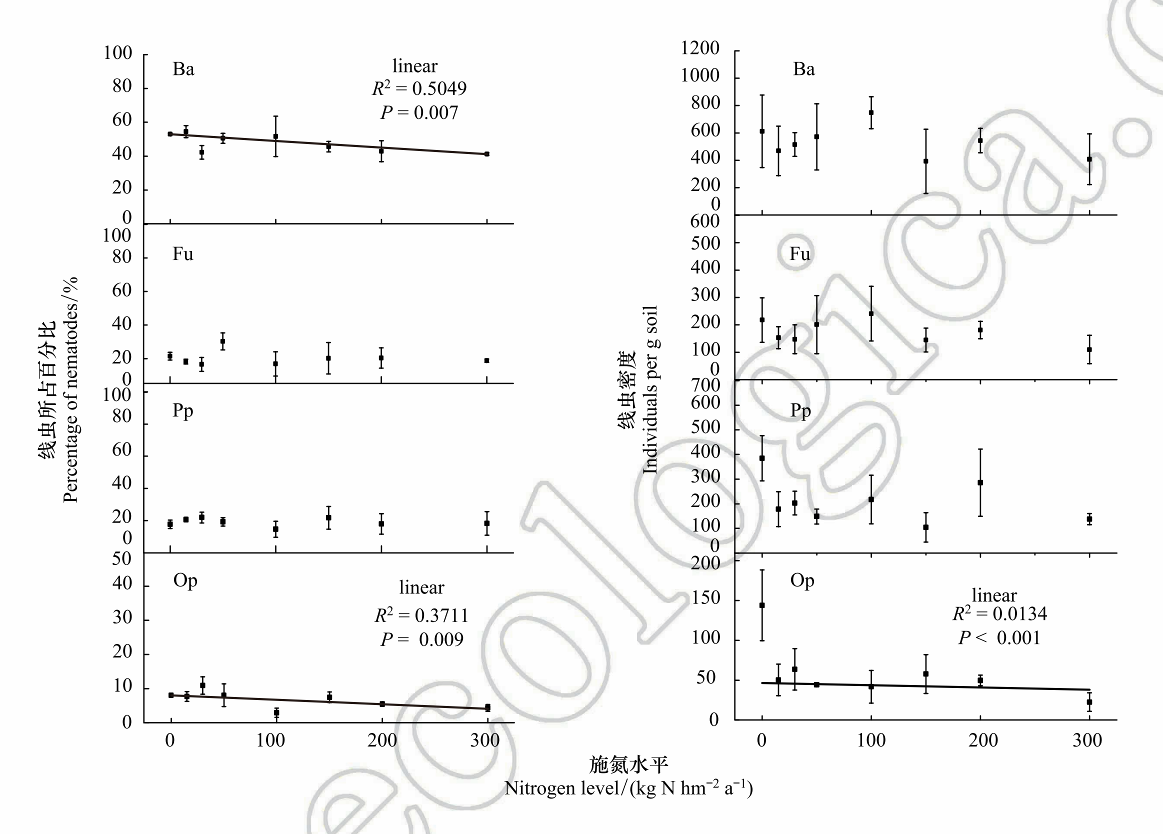


图 2 不同施氮水平下 0—10 cm 土壤线虫营养类群的变化

Fig.2 Changes of nematode nutritional groups at 0—10 cm different nitrogen levels

6.2%—24.4%即土壤中线虫以生活史更倾向于 r 对策者的占主体地位,而生活史更倾向于 k 对策者的数量较少。随着施氮浓度的增加,样地土壤中 c-p2 类群都显著增加,和氮梯度间成线性增长趋势,而 c-p4 类群和 c-p5 类群显著减少,和氮梯度间有线性下降的趋势,表层土壤中 c-p4 类群和 c-p5 类群比下层土壤下降趋势更显著,说明施氮增加了土壤环境的改变,使土壤中短世代型线虫增加而长世代型线虫减少,且在相同施氮条件下,上层土壤比下层土壤的环境改变更大,随着土壤环境的变化线虫的生长周期在缩短,世代交替在加快(图 4)。

2.4 草原土壤线虫群落与土壤理化因子的关系

随着施氮水平的增加,土壤 pH 值显著降低,土壤逐渐酸化。在样地土壤中,土壤线虫的营养类群和 c-p 类群与 pH 值都存在显著的线性关系;食细菌线虫类群线虫、食真菌线虫类群线虫和捕食类群/杂食类群线虫都随 pH 值的减小而线性降低;土壤线虫中的优势类群 c-p2 类群,随 pH 值的降低线性增加,但 c-p4 类群和 c-p5 类群随 pH 值的降低有明显的下降趋势。施氮通过对土壤环境中 pH 值的改变,显著改变了线虫的群落结构,对土壤线虫的生长产生了抑制,但环境的剧烈变化也促进了偏 r 对策者(c-p2)的增长。

在表层 0—10 cm 土壤中,随施氮水平的增加土壤中硝态氮和铵态氮的含量显著增加,但在 10—20 cm 的土壤中,<N150 施氮对土壤中硝态氮含量的影响不显著,铵态氮成单峰增长,在 N150 达到峰值。在样地土壤

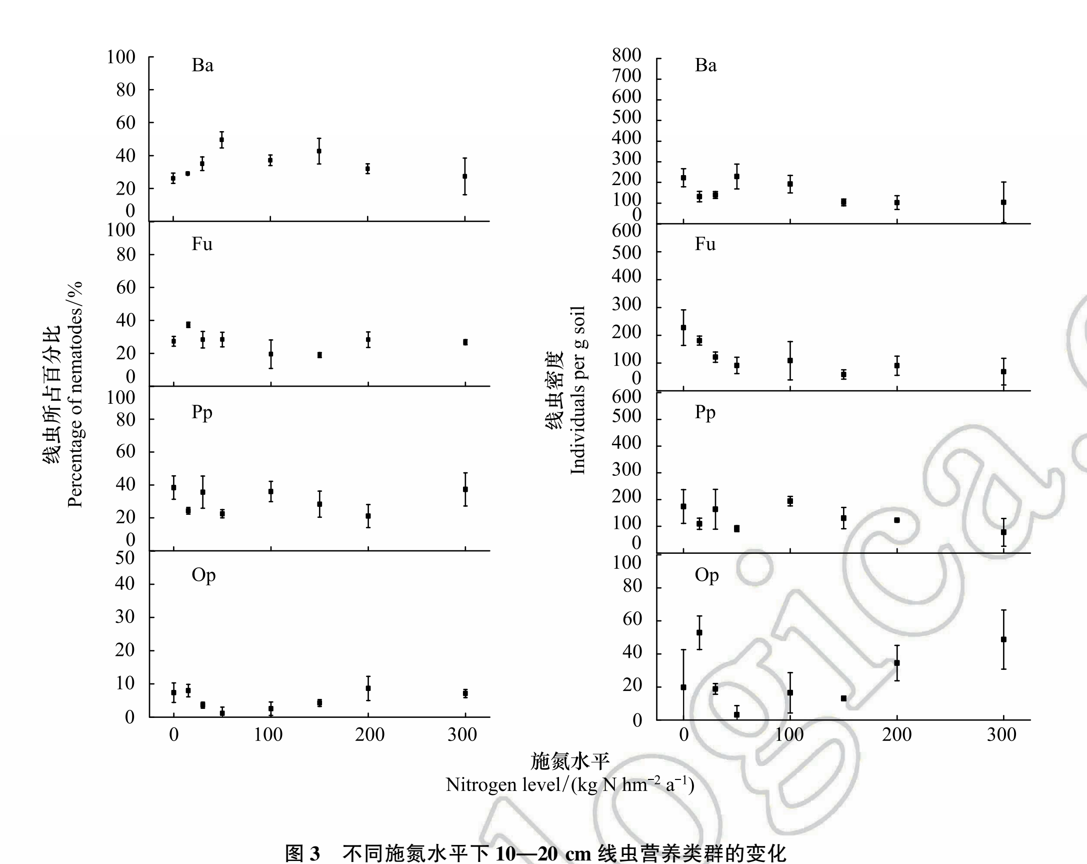


图 3　不同施氮水平下 10—20 cm 线虫营养类群的变化

Fig.3　Changes of nematode utritional groups at 10—20 cm different nitrogen levels

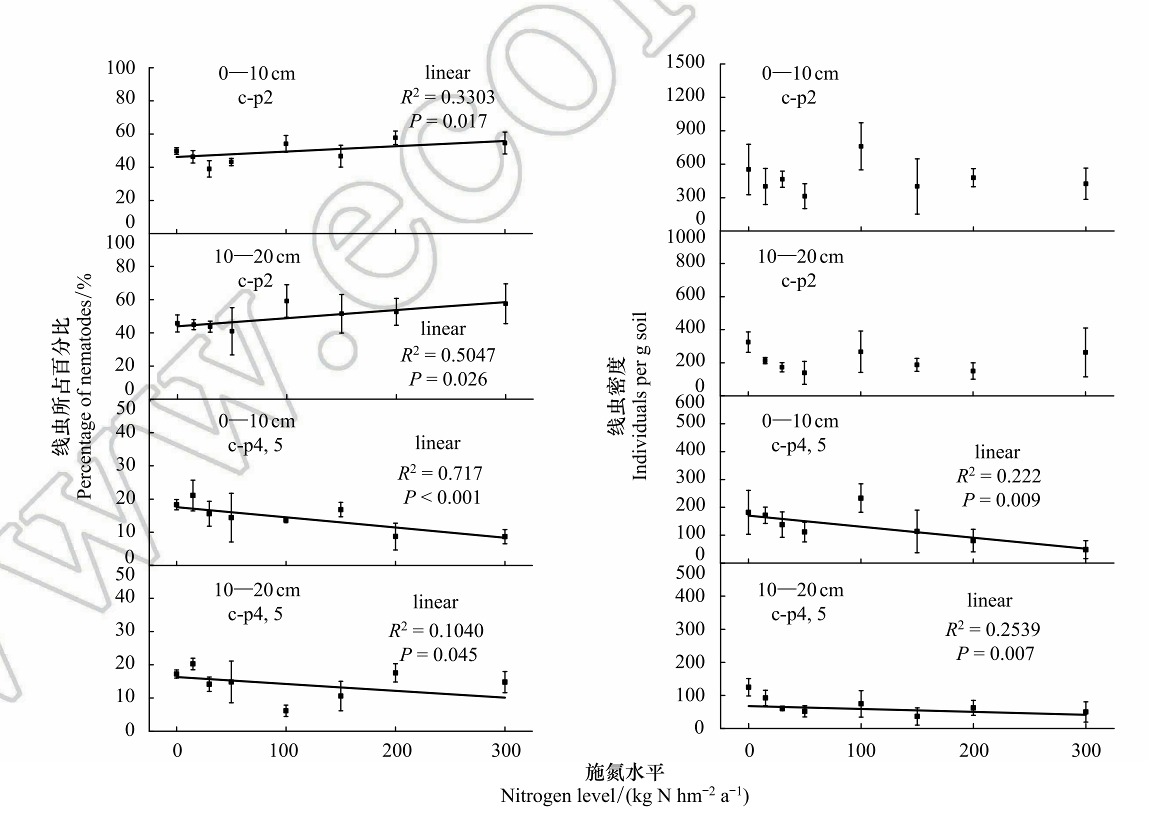


图 4　不同施氮水平下土壤线虫 c-p 值的变化

Fig.4　Changes of c-p values of soil nematodes under different nitrogen application levels

中,食细菌类群线虫和捕食类群/杂食类群线虫都与土壤中硝态氮和铵态氮含量存在线性关系,都随着硝态氮和铵态氮含量的增加而线性减少。而在 c-p 类群中,c-p2 类群随硝态氮的增加而线性增加,但 c-p4 类群和 c-p5 类群随硝态氮的增加而线性降低。随着施氮水平的增加,土壤中硝态氮含量显著增加,但土壤线虫随硝态氮增加产生的变化趋势与 pH 值相同(图 5),负效应显著。土壤中的全氮与捕食类群/杂食类群线虫,有机碳与植物寄生类群线虫都成显著负相关,但土壤中全磷含量与线虫类群关系不显著(表 4)。

表 3 土壤线虫的生态学指标

Table 3 Ecological indicators of soil nematodes

指标 Index	N0		N15		N30		N50	
	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm
丰富度 Richness index	3.92ab	3.54a	4.25ab	3.57a	4.34b	3.40a	3.40a	2.93a
多样性指数 Shannon-Wiener index	2.58a	2.68a	2.76a	2.65a	2.86a	2.66a	2.59a	2.54a
均匀度指数 Evenness index	0.84a	0.90a	0.87a	0.89a	0.90a	0.90a	0.88a	0.91a
自由生活线虫成熟度指数 Maturity index	0.60b	0.94a	0.69b	0.81a	0.75b	0.84a	0.08a	0.69a
通路指数 Channel Ratio	0.73a	0.50ab	0.75a	0.41a	0.70a	0.51ab	0.61a	0.62b
瓦斯乐思卡指数 Wasilewska index	3.94a	1.52a	3.20a	2.74bc	2.79a	1.88abc	3.46a	2.80bc
指标 Index	N100		N150		N200		N300	
	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm
丰富度 Richness index	3.77ab	3.07a	4.01ab	2.93a	4.25ab	3.49a	3.82ab	3.16a
多样性指数 Shannon-Wiener index	2.64a	2.43a	2.57a	2.43a	2.63a	2.46a	2.63a	2.48a
均匀度指数 Evenness index	0.87a	0.85a	0.83a	0.87a	0.83a	0.83a	0.86a	0.86a
自由生活线虫成熟度指数 Maturity index	0.49b	0.87a	0.50b	0.92a	0.62b	0.73a	0.65b	0.89a
通路指数 Channel Ratio	0.73a	0.63b	0.69a	0.61b	0.71a	0.48ab	0.71a	0.56ab
瓦斯乐思卡指数 Wasilewska index	4.21a	1.67ab	4.55a	1.81abc	4.22a	2.92c	3.78a	1.88abc

a,b,c 表示多重比较间的差异显著性,不同字母间差异显著,$P<0.05$

表 4 线虫营养类群与环境因子的相关关系

Table 4 Correlations between soil nematode and environmental factors

理化指标 Physicochemical properties	pH	NO_3^-	NH_4^+	TN	TOC	TP
Ba	0.412 *	−0.501 *	−0.454 *	0.238	−0.293	−0.363
Fu	0.183	−0.096	0.036	−0.282	−0.317	−0.005
Pp	0.139	−0.081	0.039	0.187	0.506 *	−0.071
Op	0.624 **	−0.497 *	−0.334	0.492 *	−0.121	−0.369

* * , * 分别代表 $P < 0.001$ 和 $P < 0.05$;NO_3^-表示硝态氮,NH_4^+ 表示铵态氮,TN 表示土壤全氮,TOC 表示总有机碳,TP 表示土壤全磷

3 讨论

3.1 土壤线虫群落组成和营养类群对氮素添加水平的响应

大气氮沉降对生态系统的功能和生物多样性的影响日益严重[18],大气氮沉降通过影响植物生长[18-19],改变种间竞争关系,影响土壤理化性质,减少根系分泌及抑制微生物胞外酶活性等[20]来改变土壤线虫的群落组成和营养类群。在本实验中,土壤线虫具有明显的表聚现象,且不同施氮水平下不同线虫类群在表层 0—

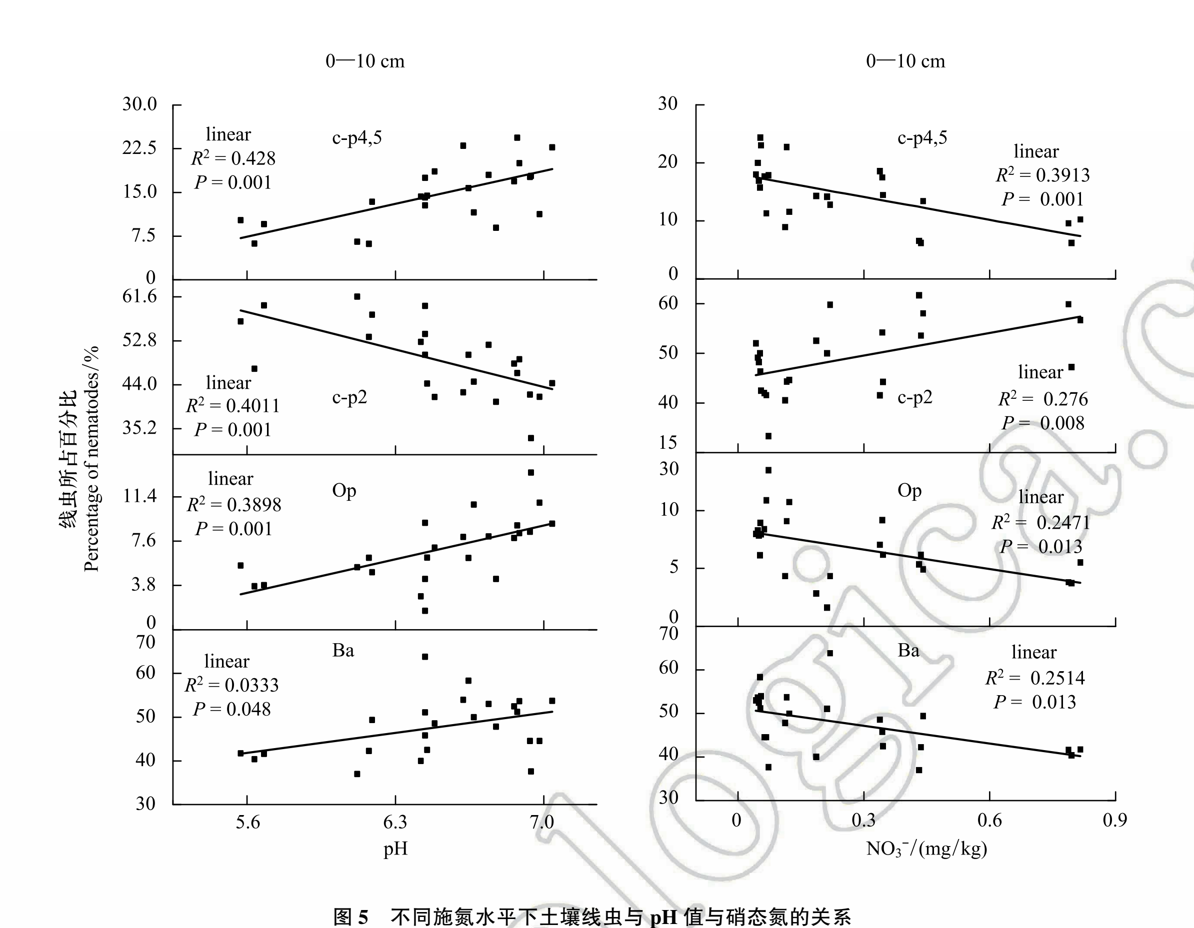


图 5　不同施氮水平下土壤线虫与 pH 值与硝态氮的关系

Fig.5　Relationship between soil nematode and pH value and nitrate nitrogen under different nitrogen application levels

10 cm土壤和 10—20 cm 土壤中的变化趋势不同。在表层 0—10 cm 土壤中食细菌类群和捕食类群/杂食类群线虫和施氮水平直接存在相关性,但在 10—20 cm 中线虫类群和施氮水平不存在相关性。在土壤中施氮对食真菌类群和植物寄生类群的影响不显著。草原长期施氮会降低土壤中微生物量碳、氮和土壤微生物的活性和多样性[21],所以食细菌类群线虫作为食物链的上一级,随食物来源的减少而降低;捕食类群/杂食类群线虫一般以食微线虫或者植食类线虫为食物来源[16],而实验样地中 25.5%—54.5%为食细菌类群线虫,所以当食细菌类群线虫受氮梯度影响显著减少时,捕食类群/杂食类群线虫同样作为食物链的上一级随食物来源的减少而降低。土壤线虫会影响地上植物的生长及群落结构组成[22],而施氮显著增加了草原植物的地上生物量[23],说明地上生物量的变化对线虫的影响较小。在北方草甸草原,水分是植物和微生物生长的主要显著因素[24],在缺水环境下植物生物量下降使食真菌类群和植物寄生类群线虫整体生物量下降,降低了施氮的影响。即施氮可以通过影响土壤环境和食物链中下级生物的生物量,借助能量流通影响土壤中线虫的群落结构。

3.2　土壤线虫生态指数和 c-p 类群对氮素添加水平的响应

土壤线虫具有数量庞大、种类丰富的明显特点,因此为了便于观测研究,通常会运用生物统计学的方法计算土壤线虫的相关生态指数。采用土壤线虫研究中常用的群落多样性指数(H')及均匀度指数(J')反映线虫群落多样性及均匀度.采用富集指数(EI)、瓦斯乐思卡指数(SI)、通路指数(CI)[8]反映土壤食物网结构、养分富集状况及分解途径信息.采用成熟度指数(MI)[17]反映研究样地受干扰程度[25]。在本实验中,在小于 N 30 的施氮水平随着氮梯度的增加,在土壤中土壤线虫的丰富度指数、多样性指数和均匀度指数都有所升高但整体变化并不显著,但表层土壤中线虫的丰富度指数和多样性指数明显高于下层,而均匀度指数相反,且土壤中线虫多分布在上层土壤中[26],但少量施氮对线虫群落的稳定性和物种的多样性都有促进作用。土壤中食细

菌类群(*Bacterivores*)线虫的数量最多,但土壤的有机质分解途径以真菌通道为主(通路指数<0.75),且在表层土壤中通路指数更大即细菌分解所占比重更大,同样在表层 0—10 cm 土壤中优势物种为丽突属(Ba2)和螺旋属(Pp3)在 10—20 cm 中为真滑刃属(Fu2)和螺旋属(Pp3)(表 1)。有研究表明,食真菌线虫会在不同程度上促进真菌对土壤氮矿化的作用[27],本实验施氮处理中土壤线虫的瓦斯乐思卡指数都大于 1 但差异不显著,说明食真菌线虫对土壤的氮矿化作用受施氮影响较少。

c-p 值作为描述线虫群落特征和生活史策略的指数,根据不同的繁殖能力以及对外界干扰的敏感程度划分的,其中 c-p1 类群对于外界的抗压能力最强,繁殖周期最短,c-p5 类群的线虫对于外界干扰最为敏感,且世代周期最长[28]。在本实验获得的线虫中,以 c-p 类群为优势类群,c-p4 和 c-p5 类群最少,即在实验样地中以偏 r 对策者为主。随着施氮水平的不断增加,土壤生境发生显著变化,在样地土壤中 c-p2 类群显著增加,c-p4 和 c-p5 类群则显著下降,都和施氮梯度成显著的线性关系,由于施肥对表层土壤的影响更剧烈使 c-p4 和 c-p5 类群的下降趋势更显著,加快了线虫的世代交替。

3.3 草原土壤线虫与理化因子的关系

氮肥作为北方草原生产的主要限制因子一直是提高草场常量的主要措施。但在长期施氮情况下,土壤的生境会发生显著的变化[29]。随着施氮水平在增加,土壤中 pH 值显著降低,土壤逐渐酸化,同时土壤线虫的不同营养类群和 c-p 类群中偏 r 对策者都与 pH 值的变化趋势成负相关。说明土壤酸化改变了土壤环境,抑制了土壤微生物的生长和有机质的转化[30],通过食物链的营养级和环境的变化进而抑制了食细菌类群线虫、食真菌类群线虫、寄生类群/杂食类群线虫的生长,但对以植物寄生为主的植物寄生类群线虫影响不显著。

施氮直接增加了土壤中的硝态氮和铵态氮含量,使土壤中的氮含量显著增加,进而增加了土壤养分和土壤生物的食物来源。随着施氮水平的增加,土壤中硝态氮含量显著增加,但食细菌类群线虫和食真菌类群线虫与硝态氮成负相关,随硝态氮含量的增加而降低,而线虫群落与土壤全磷和有机碳的含量关系不显著,说明在草地生态系统中土壤中的氮素对线虫群落的影响更显著,而磷对线虫的影响较小,这也与之前的结果一致[9]。而在 c-p 类群中,偏 r 对策者的 c-p2 类群在养分充足的情况下迅速增长,而偏 K 对策者的 c-p4 类群和 c-p5 类群因对环境敏感,受 pH 的影响远大于土壤养分的影响,因此在环境发生变化的情况下迅速减少,进而加快了地下生物群落的代谢[31]。

4 结论

贝加尔针茅草原表层土壤的线虫具有明显的表聚现象。食细菌类群线虫和捕食类群/杂食类群线虫与氮添加水平存在显著负相关。施氮处理对土壤线虫的稳定性、多样性和营养类群的组成会产生一定的负效应,但对土壤瓦斯乐思卡指数和通路指数影响不显著。氮素添加通过改变土壤 pH 只、硝态氮和铵态氮养分含量,抑制了土壤中食细菌类群线虫和捕食类群/杂食类群线虫以及偏 K 对策者类线虫的生长。氮素添加使土壤线虫 c-p2 类群的短世代型增加,c-p4,5 类群的长世代型减少,使 c-p 类群由 r 对策者向 K 对策者转移,加快了土壤线虫类群的世代交替和能量流动,降低了地下生态群落的稳定性。

参考文献(References):

[1] Luo C Y, Wang S P, Zhao L, Xu S X, Xu B, Zhang Z H, Yao B Q, Zhao X Q. Effects of land use and nitrogen fertilizer on ecosystem respiration in alpine meadow on the Tibetan Plateau. Journal of Soils and Sediments, 2017, 17(6): 1626-1634

[2] Treseder K K. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. Ecology Letters, 2008, 11(10):1111-1120.

[3] Luo C Y, Xu G P, Chao Z G, Wang S P, Lin X W, Hu Y G, Zhang Z H, Duan J C, Chang X F, Su A L, Li Y N, Zhao X Q, Du M Y, Tang Y H, Kimball B. Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan plateau. Global Change Biology, 2010, 16(5): 1606-1617.

[4] Xu G L, Mo J M, Fu S L, Per G, Zhou G Y, Xue J H. Response of soil fauna to simulated nitrogen deposition: a nursery experiment in subtropical China. Journal of Environmental Sciences, 2007, 19(5): 603-609.

[5] Ochoa-Hueso R, Rocha I, Stevens C J, Manrique E, Luciañez M J. Simulated nitrogen deposition affects soil fauna from a semiarid Mediterranean

ecosystem in central Spain. Biology and Fertility of Soils, 2014, 50(1): 191-196.

[6] 李琪, 梁文举, 姜勇. 农田土壤线虫多样性研究现状及展望. 生物多样性, 2007, 15(2): 134-141.

[7] 李玉娟, 吴纪华, 陈慧丽, 陈家宽. 线虫作为土壤健康指示生物的方法及应用. 应用生态学报, 2005, 16(8): 1541-1546.

[8] Ferris H, Bongers T, de Goede R G M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. Applied Soil Ecology, 2001, 18(1): 13-29.

[9] 齐莎, 赵小蓉, 郑海霞, 林启美. 内蒙古典型草原连续5年施用氮磷肥土壤生物多样性的变化. 生态学报, 2010, 30(20): 5518-5526.

[10] 桑媛, 贾尝, 阮维斌, 马成仓, 高玉葆. 围封对内蒙古中东部草原植物群落和土壤线虫群落的影响. 生态环境学报, 2010, 19(10): 2332-2338.

[11] Mueller K E, Blumenthal D M, Carrillo Y, Cesarz S, Ciobanu M, Hines J, Pabst S, Pendall E, de Tomasel C M, Wall D H, Eisenhauer N. Elevated CO_2 and warming shift the functional composition of soil nematode communities in a semiarid grassland. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 103: 46-51.

[12] Wei C Z, Zheng H F, Li Q, Lü X T, Yu Q, Zhang H Y, Chen Q S, He N P, Kardol P, Liang W J, Han X G. Nitrogen addition regulates soil nematode community composition through ammonium suppression. PLoS One, 2012, 7(8): e43384.

[13] Sun X M, Zhang X K, Zhang S X, Dai G H, Han S J, Liang W J. Soil nematode responses to increases in nitrogen deposition and precipitation in a temperate forest. PLoS One, 2013, 8(12): e82468.

[14] 毛小芳, 李辉信, 陈小云, 胡锋. 土壤线虫三种分离方法效率比较. 生态学杂志, 2004, 23(3): 149-151.

[15] Bardgett R D, Usher M B, Hopkins D W. Biological Diversity and Function in Soils. Cambridge: Cambridge University Press, 2005: 117-256.

[16] Bongers T, Bongers M. Functional diversity of nematodes. Applied Soil Ecology, 1998, 10(3): 239-251.

[17] Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. Oecologia, 1990, 83(1): 14-19.

[18] Reay D S, Dentener F, Smith P, Grace J, Feely R A. Global nitrogen deposition and carbon sinks. Nature Geoscience, 2008, 1(7): 430-437.

[19] Reich P B, Hobbie S E, Lee T, Ellsworth D S, West J B, Tilman D, Knops J M H, Naeem S, Trost J. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO_2. Nature, 2006, 440(7086): 922-925.

[20] Yang H J, Jiang L, Li L H, Li A, Wu M Y, Wan S Q. Diversity-dependent stability under mowing and nutrient addition: evidence from a 7-year grassland experiment. Ecology Letters, 2012, 15(6): 619-626.

[21] Dijkstra F A, Hobbie S E, Reich P B, Knops J M H. Divergent effects of elevated CO_2, N fertilization, and plant diversity on soil C and N dynamics in a grassland field experiment. Plant and Soil, 2005, 272(1/2): 41-52.

[22] Liang W J, Lavian I, Pen-Mouratov S, Steinberger Y. Diversity and dynamics of soil free-living nematode populations in a mediterranean agroecosystem. Pedosphere, 2005, 15(2): 204-215.

[23] 李文娇, 刘红梅, 赵建宁, 修伟明, 张贵龙, 皇甫超河, 杨殿林. 氮素和水分添加对贝加尔针茅草原植物多样性及生物量的影响. 生态学报, 2015, 35(19): 6460-6469.

[24] 宋敏, 刘银占, 井水水. 土壤线虫对气候变化的响应研究进展. 生态学报, 2015, 35(20): 6857-6867.

[25] Bai H H, Bao X L, Sun X M, Jiang S W, Bai H H, Bao X L. The effect of stocking rate on soil glomalin under traditional and mixed grazing systems in a temperate steppe. Procedia Environmental Sciences, 2011, 11: 817-823.

[26] 胡宁, 娄翼来, 梁雷. 保护性耕作对土壤线虫 c-p 类群及功能团的影响. 生态环境学报, 2009, 18(6): 2349-2353.

[27] Kerry B R. An assessment of progress toward microbial control of plant-parasitic nematodes. The Journal of Nematology, 1990, 22(4S): 621-631.

[28] 高雪峰, 张功, 卢萍. 内蒙古荒漠草原土壤微生物的分布特征及季节动态变化研究. 内蒙古师范大学学报: 自然科学汉文版, 2007, 36(4): 484-487.

[29] 白春华. 控制性增温和施氮肥对土壤性质的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2011: 58-58.

[30] 郭永盛, 李俊华, 李鲁华, 危常州, 褚贵新, 王飞, 董鹏. 施氮肥对荒漠草原土壤微生物种群及微生物量的影响. 新疆农业科学, 2011, 48(1): 79-85.

[31] 王静, 胡靖, 杜国祯. 施氮磷肥对青藏高原高寒草甸土壤线虫群落组成的影响. 草业学报, 2015, 24(12): 20-28.